

Hérédité de la résistance à la fusariose chez le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq.

J. MEUNIER (1), J. L. RENARD (2) et G. QUILLEC (2)

Résumé. — La maladie de la fusariose provoquée par *Fusarium oxysporum* est, en Afrique, la plus grave maladie du palmier à huile. L'espèce *Elaeidis*, isolée dès 1946, peut provoquer des dégâts importants en région de savanes en Côte d'Ivoire. L'observation de différences très nettes dans le matériel végétal sélectionné (différences entre croisements) a conduit l'I. R. H. O. à rechercher une solution génétique à ce problème, d'autant que l'inoculation de la maladie et la mise au point des tests précoces en préépinière avaient rendu cette recherche prometteuse. Les nombreux essais et les milliers de croisements de palmiers à huile testés ont permis de reconnaître des géniteurs transmettant des facteurs de résistance et d'établir des plans de croisements aboutissant à la production de semences tolérantes à cette maladie. Les recherches décrites apportent des précisions nouvelles sur l'hérédité de cette tolérance, qui permettent de prévoir d'importants progrès par une sélection de type phénotypique.

INTRODUCTION

La fusariose est la plus grave maladie du palmier à huile en Afrique. Le cryptogame pathogène, *Fusarium oxysporum* F. sp. *elaeidis*, isolé dès 1946 [12], peut provoquer des dégâts importants en région de savane en Côte-d'Ivoire ; il existe également en zone forestière et il constitue dans toutes les situations une menace pour les programmes d'extension.

L'absence de traitement fongicide, techniquement et économiquement possible sur des grandes surfaces mais, surtout, l'observation de différences nettes entre croisements, ont conduit rapidement l'I. R. H. O. à rechercher une solution génétique au problème de la fusariose [7]. La réussite de l'inoculation de la maladie [10] et la mise au point de tests précoces en préépinière rendaient cette voie prometteuse.

Les nombreux essais et plusieurs milliers de croisements, testés sur la Plantation expérimentale Robert-Michaux en Côte-d'Ivoire, ont permis de reconnaître des géniteurs transmettant des facteurs de résistance et d'établir des plans de croisements aboutissant à la production de semences tolérantes à la fusariose [11].

Le caractère d'un arbre ou d'un croisement est défini par un indice dont la valeur est d'autant plus faible que le matériel végétal considéré est tolérant.

L'efficacité de cette sélection est cependant liée à l'importance des tests, le mécanisme génétique demeurant mal connu. Mieux le comprendre était indispensable pour améliorer la méthodologie. Un essai diallèle (3) entre 8 arbres conduit sur la Plantation expérimentale Robert-Michaux apporte des précisions nouvelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Huit palmiers *Elaeis guineensis* ont été croisés selon un schéma diallèle 8×8 , autofécondations et réci-

proques comprises. Ces arbres ont été choisis en fonction des résultats antérieurs des tests, de façon à couvrir l'éventail de sensibilité généralement observé (indice de 60 à 130).

Les arbres proviennent d'origines différentes : La Mé (L8T, L9T), Yangambi (L431T, L435T), Déli (L270D, L414D, L418D, L561D) pour détecter d'éventuels effets particuliers entre combinaisons.

Les plantules de chaque croisement ont été réparties en 2 groupes comportant chacun 10 répétitions de 20 plantules selon un dispositif en blocs complets.

A l'âge de deux mois, les 2 groupes ont été inoculés avec 2 souches de *Fusarium oxysporum* : M381A pour le premier, et M80A pour le second, à raison respectivement de 3×10^6 et 12×10^6 propagules/plantule. Chaque plantule est examinée 4 mois 1/2 plus tard selon une méthode déjà décrite par Renard et al. [11].

L'analyse des essais blocs et la décomposition des « effets croisements » ont été conduites selon la méthode statistique de Griffing [5], complétée par Kearney [8] après changement des pourcentages observés par parcelle selon la transformation angulaire $y = 2 \arcsin \sqrt{x}$ [1].

RÉSULTATS

Comportement des croisements.

Les pourcentages moyens de fusariés par croisement sont indiqués au tableau I pour chacune des souches de *Fusarium*.

Malgré la légère différence d'incidence de la fusariose entre les 2 groupes (36,8 p. 100 pour M381A et 40,6 p. 100 pour M80A), reflétant la quantité d'inoculum appliquée, l'analyse statistique ne fait pas apparaître de différence significative au niveau des pourcentages obtenus avec les deux souches. De plus, la performance relative des croisements n'est pas sensiblement modifiée, il n'y a pas dans ce cas d'interaction souche \times croisement.

Le classement des géniteurs est en moyenne conforme à ce que l'on pouvait espérer avant l'expérience en

(1) Département Sélection de l'I. R. H. O. — IRHO/GERDAT, B. P. 5035 — 34032 Montpellier-Cedex (France).

(2) Département Phytopathologie, Plantation R. Michaux, B. P. 8, Dabou (Côte d'Ivoire).

(3) Diallèle : système de croisement selon lequel on effectue toutes les combinaisons possibles à l'intérieur d'un groupe d'individus (pour n individus, il y a n^2 combinaisons possibles).

TABLEAU I. — Pourcentages moyens de plantules fusariées par croisement après inoculation par *F. oxysporum*
(Average percentages of seedlings affected by wilt by cross after inoculation by *F. oxysporum*)

♂		L8T	L9T	L435T	L561T	L270D	L431T	L414D	L418D	Moyenne (Mean) parent ♀	
♀	(*)										
L8T	1	31,7	16,0	32,0	46,0	45,0	35,9	49,0	38,5	36,76	36,67
	2	21,7	21,2	28,5	34,8	—	37,0	62,5	51,0	—	
L9T	1	16,0	7,5	18,5	24,0	24,5	26,5	29,0	—	20,86	22,87
	2	20,0	13,3	23,3	32,5	26,7	21,0	23,3	—	—	
L435D	1	25,5	33,0	49,0	35,5	29,0	43,8	34,5	34,5	35,60	32,87
	2	10,0	28,2	—	38,3	34,5	30,0	47,6	41,5	—	
L561D	1	41,0	36,5	38,0	20,5	43,5	33,0	36,0	20,5	33,63	39,18
	2	47,5	46,0	46,0	30,5	42,5	35,5	36,0	29,4	—	
L270D	1	33,5	27,5	33,0	38,7	66,5	48,0	44,0	65,0	44,53	45,51
	2	40,0	39,5	32,5	15,9	61,7	42,0	52,5	50,0	—	
L431D	1	48,6	37,0	49,5	57,5	50,0	44,5	39,0	36,0	45,53	47,81
	2	40,0	37,0	57,8	56,5	58,0	50,0	39,2	44,0	—	
L414D	1	—	30,8	—	—	—	—	49,4	46,5	42,23	41,47
	2	4	30,0	—	—	—	—	50,0	44,4	—	
L418D	1	40,0	25,0	—	37,5	—	—	—	37,0	34,88	42,80
	2	41,3	34,4	—	48,5	—	—	—	47,0	—	
Moyenne (Mean) parent ♂	1	33,76	26,66	36,67	37,10	43,08	38,62	40,13	39,71	36,84	40,55
	2	31,50	31,20	37,22	41,00	44,68	35,92	44,44	43,90	—	

(*) 1 = Souche (strain) M381A — 2 = Souche (strain) M80A.

fonction des indices moyens de sensibilité calculés à partir des tests de routine. Dans l'ordre de sensibilité

croissante, on obtient (les indices moyens dans les tests de routine figurent ci-dessous) :

L9T tolérant (60)	>	L8T tolérant moyen (119)	>	L435T, L561D moyens (52) (87)	>	L418D, L431T sensibles moyens (97) (122)	>	L414D, L270D sensibles (126) (119)
-------------------------	---	-----------------------------------	---	-------------------------------------	---	---	---	--

Il y a cependant désaccord pour L435T et L561D que l'on pensait résistants et qui s'avèrent moyens, et pour L8T plus tolérant que prévu.

Enfin, bien que le nombre d'arbres soit faible, on note une corrélation positive (0,77*) entre les indices de routine et ceux obtenus dans cet essai lorsque celui-ci est calculé sur les croisements où le géniteur considéré est utilisé comme femelle (il faut souligner que les partenaires ayant servi au calcul du premier indice n'étaient pas les mêmes que dans l'essai).

Etude des blocs et de l'effet de croisement.

En raison de l'absence de 10 croisements dans le tableau diallèle, nous avons été conduits à éliminer deux géniteurs (L414D et L418D) pour n'exploiter, dans un premier temps, que le tableau diallèle 6 × 6, complet pour chaque groupe.

L'analyse de variance de l'expérience montre l'absence d'effet imputable aux blocs et un effet très hautement significatif dû aux différences entre génotypes. Ceci confirme l'homogénéité de l'inoculation et la valeur de cette méthode.

La décomposition de l'effet croisement exprime la valeur génotypique X_{ij} d'un croisement entre les individus i et j , selon le modèle linéaire [8] :

$$X_{ij} = u + g_i + g_j + c_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} - D - s_i - s_j + e,$$

où u est la moyenne générale de l'essai, g_i et g_j les effets AGC (1) des parents i et j , c_{ij} l'effet ASC (2) associé à la combinaison $i \times j$, m_i et m_j les effets maternels, r_{ij} l'effet réciproque, D l'effet général d'autofécondation, s_i et s_j les effets spécifiques d'autofécondation et e l'erreur associée à l'observation.

L'analyse des variances du diallèle est présentée dans le tableau II qui montre que des différences très hautement significatives existent entre les parents pour l'AGC, les effets maternels et l'effet spécifique de l'autofécondation. La variance associée à l'ASC est à la limite de signification.

Les résultats sont identiques quelle que soit la souche de *Fusarium* pathogène utilisée, aussi, par la suite, nous ne présenterons que les résultats portant sur les deux expériences regroupées. On peut remarquer alors que la variance d'ASC conserve une valeur voisine mais devient non significative.

Les comparaisons relatives des différentes variances montrent la prépondérance des effets dus à l'aptitude générale à la combinaison, en particulier sur les effets maternels (rapport des variances significatif à 5 p. 100) bien que ces derniers ne soient pas négligeables.

(1) L'AGC (Aptitude générale à la combinaison) d'un individu est la moyenne des valeurs de ses croisements avec tous les autres individus (elle définit le comportement moyen d'un arbre).

(2) L'ASC (Aptitude spécifique à la combinaison) entre deux individus est l'écart de la valeur de leur croisement à la valeur calculée à partir de leur AGC (définit le comportement particulier d'un croisement).

TABLEAU II. — Analyse de variance : décomposition de l'effet croisement
(Variance analysis : breakdown of the cross effect)

Source de variation (Source of variation)	Degrés de liberté (Degrees of freedom)	Carrés moyens (Mean squares)		
		Souche (strain) M381A	Souche (strain) M80A	Ensemble (together)
Aptitude générale à la combinaison (AGC) (General combining ability-GCA)	5	3,968 ***	2,731 ***	2,859 ***
Effet général d'autofécondation (General effect of selfing)	1	0,218 NS	0,057 NS	0,001 NS
Effet spécifique d'autofécondation (Specific effect of selfing)	5	1,007 ***	0,886 ***	0,825 ***
Aptitude spécifique à la combinaison (ASC) (Specific combining ability-SCA)	9	0,230 *	0,215 *	0,193 NS
Effets maternels (Maternal effects)	5	0,435 ***	0,948 ***	0,549 ***
Effets de réciprocité (Reciprocity effects)	10	0,156 NS	0,180 NS	0,100 NS
Résiduelle (Residual)	315	0,099 5	0,107 7	0,104 0

NS = non significatif (non significant) — Seuils de signification (significance thresholds) : * = 5 p. 100, *** = 1 p. 1000.

TABLEAU III. — Estimation des AGC (\hat{g}_i),
des effets maternels (\hat{m}_i)
et des effets de l'autofécondation (\hat{s}_i)
(Estimation of general combining ability — \hat{g}_i —
of maternal effects — \hat{m}_i —, and of selfing effects — \hat{s}_i —)

Parents	\hat{g}_i	\hat{m}_i	\hat{s}_i
L8T	— 0,088 **	— 0,020	— 0,006
L9T	— 0,254 ***	— 0,081 **	— 0,031
L435T	— 0,004	— 0,045	0,068 ***
L561T	0,050	0,001	— 0,082 ***
L270D	0,149 ***	— 0,012	0,068 ***
L431T	0,148 ***	0,117 ***	— 0,017

Le tableau III indique les estimations des aptitudes générales à la combinaison, des effets maternels et des effets d'autofécondation des parents.

On voit que 4 géniteurs ont une bonne aptitude générale à la combinaison, L9T et L8T transmettant une tolérance, L270D et L431T une sensibilité.

Notons également une corrélation positive ($r = 0,852$ *) entre l'aptitude générale (\hat{g}) et la valeur en autofécondation des parents (l'analyse de variance réalisée sur le diallèle à 8 parents, moins les croisements réciproques, bien que non justifiée en raison des effets maternels mis en évidence précédemment, donne les mêmes résultats quant aux AGC et ASC).

DISCUSSION. NATURE DE L'HÉRÉDITÉ DE LA TOLÉRANCE

Nous avons calculé les estimations des variances des effets en modèle aléatoire après avoir éliminé les autofécondations du tableau diallèle, afin de ne pas introduire de biais dans l'échantillonnage des croisements représentant la population *E. guineensis* [2].

On trouve alors que la variance des aptitudes générales à la combinaison ($s^2 g$) représente 67 p. 100 de la variance totale.

Ceci indique que la majorité de la variabilité totale est due à des gènes à effets additifs. Dans le tableau II, l'absence d'effet général dû à l'autofécondation, considérée par Hayman [6] comme une indication de l'effet moyen de dominance, confirme ce résultat. Cette importance de l'additivité est encore renforcée

par la liaison entre l'AGC des parents et leur valeur en autofécondation. Ceci tendrait d'ailleurs à indiquer que les gènes en cause sont distribués au hasard chez les parents et/ou qu'il n'y a pas d'épistasie [4] (la première hypothèse est plus vraisemblable en raison de l'effet spécifique d'autofécondation).

La prépondérance des facteurs additifs dans l'hérédité de la tolérance à la fusariose avait déjà été pressentie dans une expérience où l'on comparait la valeur des 9 types de croisements entre les descendants par autofécondation ou par croisement entre 4 géniteurs. Les indices de résistance observés dans les tests ne différaient pas statistiquement des valeurs calculées à partir des parents sur un modèle strictement additif (Tabl. IV).

TABLEAU IV. — Indices observés (et calculés)
des croisements entre les descendants des 4
E. guineensis

(Indices observed (and calculated)
of crosses between progenies of the 4 *E. guineensis*)

Parents Indices	L2T AF 70	L7T AF (130)	L2T × L7T (100)
D10D AF 60	62 (65)	97 (95)	82 (80)
L404D (142) AF	109 (106)	137 (136)	116 (121)
D10D × (101) L404D	87 (86)	116 (116)	92 (101)

Notre analyse a également mis en évidence des effets maternels relativement peu importants ($s^2 m = 12$ p. 100 de la variance totale) mais significatifs pour au moins 2 géniteurs, L9T et L431T, qui transmettent préférentiellement leur tolérance ou leur sensibilité lorsqu'ils sont utilisés comme femelles (Tabl. V).

Il est difficile de fournir une hypothèse explicative : un effet résiduel de la graine dans le jeune âge semble peu probable puisque les effets maternels sont plus nets dans le deuxième groupe, inoculé 3 semaines plus tard. Une certaine hérédité cytoplasmique pourrait intervenir.

Quoi qu'il en soit, il nous faudra tenir compte de ce phénomène dans les tests, qui éclaire, notamment,

TABLEAU V. — Pourcentage de fusariés avec L9T, L431T selon leur utilisation comme parent femelle ou mâle
(Percentages of trees affected by wilt with L9T and L431T according to their use as male or female parents)

Géniteurs (Parents)		Partenaires (Partners)						Moyenne (Mean)
		L8T	L9T	L561D	L431T	L436T	L270D	
L9T	♀	16,0	—	24,0	26,5	18,5	24,2	21,8
	♂	16,0	—	36,5	37,0	33,0	27,5	30,0
L431T	♀	48,6	37,0	57,5	—	49,5	50,0	48,5
	♂	35,9	26,5	33,0	—	43,8	48,0	37,4

pourquoi on a trouvé une corrélation entre les indices femelles de cet essai et les indices des tests de routine. Il se trouve, en effet, que ces géniteurs avaient été utilisés surtout comme femelles dans les croisements passés en test. Il serait important également de savoir si cet effet se maintient à l'âge adulte.

Enfin, les effets spécifiques d'autofécondation significatifs indiquent la présence possible d'une certaine épistasie, ce qui n'est pas incompatible statistiquement avec une forte AGC. Dans cet essai les arbres se comportent comme s'il y avait à la fois des gènes de résistance et des gènes de sensibilité, en nombre relativement important, certains individus possédant une proportion plus ou moins grande de gènes de l'une ou l'autre catégorie à l'état récessif.

L'importance de ces effets demeure limitée puisqu'elle n'empêche pas la corrélation AGC-valeur en autofécondation. Mais on n'utilisera pas cette valeur sans prudence au cours du premier cycle de sélection, alors qu'elle deviendra plus fiable pour les cycles suivants [4]. Ce phénomène général semble d'ailleurs se vérifier pour d'autres caractères chez le palmier à huile.

APPLICATION

L'hérédité de la tolérance à la fusariose, essentiellement de mode additif, permet de prévoir d'importants progrès par une sélection de type phénotypique, la valeur en test de l'autofécondation pouvant constituer un bon critère de sélection des parents les plus aptes à transmettre leur résistance.

Nous ne devons cependant pas oublier que l'objectif principal de l'amélioration du palmier à huile est l'augmentation du rendement en huile par hectare. L'amélioration de la résistance à la fusariose doit donc faire l'objet d'un programme complémentaire sans contradiction avec le but précédent.

Le schéma principal d'amélioration adopté par l'I. R. H. O. [9] a conduit au cours du premier cycle à retenir les hybrides les plus productifs. Ces hybrides sont reproduits pour la production de semences à partir des autofécondations des parents de ces hybrides ou de combinaisons entre ces parents. Ces considérations montrent le bien fondé de la méthode de sélection élaborée par l'I. R. H. O. au fur et à mesure des résultats des tests et des essais. Le diallele analysé ici confirme et précise nos observations antérieures ; notre schéma d'amélioration pour la résistance à la fusariose se résume de la façon suivante :

— tester, par inoculation, les hybrides parentaux retenus en utilisant le parent *dura* comme femelle, pour estimer le degré de résistance des semences, reproduisant ces hybrides afin de définir ceux qui

entreront dans la production de semences tolérantes à la fusariose ;

— inoculer les lignées D × D, D AF, T × T, T × P ou T AF utilisées pour reproduire les hybrides retenus afin d'effectuer un choix de géniteurs pour la production de semences tolérantes. La sélection la plus efficace consisterait alors à inoculer un grand nombre de plants en préépinière et à ne planter, pour être utilisés comme semenciers, que les plants résistants à la maladie.

Il faut remarquer ici que la résistance à la fusariose est un caractère à seuil, c'est-à-dire que, bien que quantitatif, ce caractère ne s'exprime phénotypiquement pour un individu qu'en 2 classes : fusarié ou non fusarié. Pour un croisement cependant on rend un aspect quantitatif au caractère sous la forme du pourcentage d'individus appartenant à une classe que l'on appelle : l'incidence du caractère.

Dans ce cas, on sait que l'efficacité de la sélection est maximale lorsque la proportion d'individus sélectionnés est égale à l'incidence [3]. Or, nous pouvons modifier l'incidence en augmentant, par exemple, la pression d'inoculation ou en intervenant au niveau des facteurs du milieu : fumure, substrat... La meilleure amélioration serait obtenue en recherchant l'incidence maximale compatible avec le minimum d'individus à retenir.

Notons que ces inoculations donnent l'occasion de préciser les aptitudes des parents ;

— autoféconder ces arbres entrant dans un premier cycle et tester à nouveau ces autofécondations par inoculation. Ceux qui ont donné les descendance les plus résistantes sont retenus pour la production de semences, et les suivants de ces descendance, plantés pour le cycle suivant.

Une difficulté intervient pour les *Pisifera* que l'on ne pourra pas juger sur leur autofécondation. Il faudra essayer alors de connaître leur aptitude générale en testant leurs croisements avec un ou plusieurs groupes de *dura* étalons (connus pour leur AGC et leur effet maternel) ou avoir recours à des croisements pleins frères ou demi-frères.

Un autre obstacle d'ordre plus général intervient pour réaliser ce programme. Il est impensable d'introduire et de manipuler volontairement le *Fusarium* dans une plantation saine. Il faut donc disposer d'une zone déjà infestée et, si possible dans cette zone, d'un centre de recherches plus spécialement orienté sur ces problèmes phytopathologiques, c'est le cas de la Plantation expérimentale R.-Michaux qui améliore actuellement, selon les principes que nous venons d'exposer, du matériel de second cycle de sélection récurrente réciproque.

CONCLUSION

La création de matériel tolérant à la fusariose a fait d'importants progrès ces dix dernières années. La mise au point de tests d'inoculation efficaces a permis de dégager les croisements les plus résistants : de nombreux essais et les comportements au champ le prouvent. Ces tests ont aussi conduit à connaître la valeur de certains géniteurs. Cette connaissance était d'autant plus précise que le géniteur était testé dans de nombreux croisements.

L'étude de l'hérédité de la résistance à la fusariose, montre que ces résultats sont logiques. Le rôle prépondérant de l'additivité dans la transmission de la tolérance garantit une amélioration importante par sélection phénotypique. La valeur en test de l'auto-fécondation peut constituer, du moins à partir du second cycle de sélection, un bon critère de choix. La réduction du nombre de combinaisons à tester permet en outre de reporter une partie de l'effort, en vue d'augmenter la précision de notre jugement, sur les géniteurs et les lignées qui nous intéressent.

RÉFÉRENCES

- [1] DAGNELIE P. (1970). — Théorie et méthodes statistiques. Duculot Ed., Gembloux, Vol. II.
- [2] DEMARLY Y. (1977). — Génétique et amélioration des plantes. Masson Ed., 287 p.
- [3] FALCONER D. S. (1960). — Introduction to quantitative genetics. Ronald Press Company, New York, Chapt. 18.
- [4] GALLAIS A. (1976). — Sur la signification de l'aptitude générale à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, 26 (I), p. 1-13.
- [5] GRIFFING B. (1956). — Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austral. J. Biol. Sci.* (9), p. 463-493.
- [6] HAYMAN B. J. (1954). — The analysis of variance of diallel crosses. *Biometrics* (10), p. 235-244.
- [7] I. R. H. O. (1962). — Rapport annuel, I. R. H. O., Paris.
- [8] KEARNEY P. A. (1975). — Linear models for least squares analysis of combination, differential and reflexive effects in simple diallel plans. *Ir. J. Agric. Res.* (14), p. 321-336.
- [9] MEUNIER J., GASCON J. P. (1972). — Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'I. R. H. O. *Oléagineux*, 27 (1), p. 1-12.
- [10] PRENDERGAST A. G. (1963). — A method of testing oil palm progenies at the nursery stage for resistance to vascular wilt disease caused by *Fusarium oxysporum*. *J. of Waifor* (41), p. 156-175.
- [11] RENARD J. L., GASCON J. P., BACHY A. (1972). — Recherches sur la fusariose du palmier à huile. *Oléagineux*, 27 (12), p. 581-591.
- [12] WARDLAW C. W. (1946). — *Fusarium oxysporum* on the oil palm. *Nature*, 158 (4020), p. 712.

SUMMARY

Heredity of resistance to *Fusarium* wilt in the oil palm *Elaeis guineensis* Jacq.

J. MEUNIER, J. L. RENARD and G. QUILLEC, *Oléagineux*, 1979, 34, N° 12, p. 555-561.

Fusarium wilt caused by *Fusarium oxysporum* is the most serious oil palm disease in Africa. The *Elaeidis* species, first isolated in 1946, can cause major damage in the Ivory Coast savannah. Observation of marked differences in selected planting material (differences between crosses) has led the I. R. H. O. to seek a genetic solution to the problem, the more so as inoculation of the disease and the development of precocious pre-nursery tests have shown this research to be promising. Numerous trials and thousands of tested crosses of oil palms have made it possible to distinguish parents which transmit resistance factors and to draw up crossing plans leading to the production of seeds tolerant to the disease. The research described here gives fresh details on heredity of this tolerance; major progress by phenotypical selection can thus be foreseen.

RESUMEN

Herencia de la resistencia a la fusariosis en la palma aceitera *Elaeis guineensis* Jacq.

J. MEUNIER, J. L. RENARD y G. QUILLEC, *Oléagineux*, 1979, 34, N° 12, p. 555-561.

La enfermedad de la fusariosis que se debe a *Fusarium oxysporum* es la enfermedad de la palma de aceite más grave en el África. La especie *Elaeidis* que ha sido aislada desde el año 1946, puede ocasionar importantes daños en las regiones de sabanas en Costa de Marfil. La observación de diferencias entre cruzamientos muy nítidas en el material vegetal seleccionado, indujo al I. R. H. O. a que buscara una solución genética a este problema, tanto más cuanto que por la inoculación de la enfermedad y la puesta a punto de pruebas tempranas en el presemillero, esta investigación era prometedora. Los numerosos ensayos y los millares de cruzamientos de palma aceitera que han sido probados, permitieron reconocer genitores que transmiten factores de resistencia, estableciendo planes de cruzamientos que conducen a la producción de semillas tolerantes a esta enfermedad. Las investigaciones descritas traen nuevas aclaraciones sobre la herencia de esta tolerancia, que permiten prever importantes progresos mediante una selección de tipo fenotípico.

Hereditry of resistance to *Fusarium* wilt in the oil palm *Elaeis guineensis* Jacq.

J. MEUNIER (1), J. L. RENARD (2) and G. QUILLEC (2)

INTRODUCTION

Fusarium wilt is the gravest oil palm disease in Africa. The pathogenic cryptogam, *Fusarium oxysporum* F. sp. *elaeidis*, first isolated in 1946 [12], can cause major damage in the Ivory Coast savanna region; it also strikes in forest zones and in all situations is a threat to extension programmes.

The lack of a fungicide treatment technically and economically possible over large areas, and above all the observation of clear differences between crosses, soon led the I. R. H. O. to seek a genetic solution to the *Fusarium* problem [7]. The success in inoculating the disease [10] and the development of precocious tests in the prenursery indicate the promise of this method.

Numerous trials and several thousands of crosses tested on the Robert-Michaux Experimental Plantation in the Ivory Coast have enabled parents which transmit resistance factors to be distinguished and crossing plans to be drawn up which lead to the production of seeds tolerant to Wilt. [11].

The character of a tree or a cross is defined by an index whose value is in inverse proportion to the tolerance of the planting material under consideration.

The efficiency of this selection is nonetheless linked to the size of tests as the genetic mechanism is not yet well understood. Better understanding was indispensable to improving the methodology. A diallel (3) trial between 8 trees made on the Robert-Michaux Experimental Plantation has yielded new details.

MATERIAL AND METHODS

Eight *Elaeis guineensis* palms were crossed following an 8×8 diallel plan, selfs and reciprocals included. These trees were chosen following previous test results, to cover the whole sensitivity range generally observed (index from 60 to 130).

L9T tolerant (60)	>	L8T average tolerant (119)	>	L435T, L561D average (52) (87)	>	L418D, L431T average sensilive (97) (122)	>	L414D, L270D sensitive (126) (119)
-------------------------	---	-------------------------------------	---	--------------------------------------	---	--	---	--

However, there is a discrepancy for L435T and L561D, which were thought to be resistant, and turned out average, and for L8T which turned out more tolerant than expected.

Finally, though the number of trees is low, there is a positive correlation (0.77 *) between the routine indices and those obtained in this trial, when the latter is calculated on crosses where the parent considered is used as a female (note that the partners used to calculate the first index were not the same as in the trial).

Study of blocks and of cross effect.

Due to the absence of 10 crosses in the diallel table, we were led to eliminate 2 parents (L414D and L418D) to exploit only the complete 6×6 diallel table at first for each group.

The analysis of variance of the experiment shows the absence of any effect imputable to the blocks and a very significant effect due to genotype differences. This confirms the homogeneity of inoculation and the value of this method.

The breakdown of the cross effect expresses the genotypical value X_{ij} of a cross between individuals i and j according to the linear model [8] :

$$X_{ij} = u + g_i + g_j + c_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} - D - s_i - s_j + e$$

The trees are of various origins : La Me (L8T, L9T), Yangambi (L431T, L435T), Deli (L270D, L414D, L418D, L561D) to detect possible special effects between combinations.

The seedlings from each cross were divided into 2 groups each with 10 replications of 20 seedlings in a complete block design.

At the age of 2 months, the 2 groups were inoculated with 2 strains of *Fusarium oxysporum* : M381A for the first and M80A for the second, at the rate of 3×10^6 and 12×10^6 propagula/seedling respectively. Each seedling is examined 4 1/2 months later according to the method already described by Renard *et al.* [11].

The analysis of the trial blocks and the breakdown of the « cross effects » were conducted according to the Griffing [5] statistical method, completed by Kearney [8], after changing the percentages observed per plot according to angular transformation $y = 2 \arcsin \sqrt{x}$ [1].

RESULTS

Behaviour of the crosses.

The average percentages of wilted plants per cross are indicated in Table I for each of the Wilt strains.

In spite of a slight difference in incidence of Wilt between the 2 groups (36.8 p. 100 for M381A and 40.6 p. 100 for M80A) which reflects the quality of inoculum applied, statistical analysis does not show any significant difference on the level of percentages obtained with the 2 strains. Furthermore, the relative performance of the crosses is not noticeably modified; in this case there is no strain \times cross interaction.

Classification of parents is in general in conformity with what could be expected before the experiment as a function of the average indices of sensitivity calculated on the basis of routine tests. In increasing order of sensitivity, the following is obtained (average indices in routine tests appear below) :

where u is the general average for the trial, g_i and g_j the GCA (4) effects of the i and j parents, c_{ij} the SCA (5) associated to the i and j combination, m_i and m_j the maternal effects, r_{ij} the reciprocal effects, D the general effect of selfing, s_i and s_j the specific effects of selfing and e the error associated to the observation.

The analysis of variances of the diallel is presented in Table II, which shows that very significant differences exist between parents as to GCA, maternal effects and the specific effect of selfing. The variance associated to SCA is at the margin of significance.

The results are identical whatever the strain of pathogenic Wilt used, so, in the future, we will present only results which bear on the two grouped experiments. It can then be noted that the SCA variance maintains a similar value but becomes non-significant.

The relative comparisons of different variances show the preponderance of effects due to general combining ability, in particular on maternal effects (relation of variances significant to 5 p. 100) although the latter are not negligible.

Table III indicates the estimates of GCA, of maternal effects and of selfing effects of the parents.

It can be seen that 4 parents have a good GCA; L9T and L8T transmit a tolerance, L270D and L431T a sensitivity.

(1) Breeding Department IRHO/GERDAT, B. P. 5035 — 34032 Montpellier-Cedex (France).

(2) Department of Phytopathology, Robert-Michaux Plantation, B. P. 8, Dabou (Ivory Coast).

(3) Diallel : crossing system according to which all possible combinations are made within a group of individuals (for n individuals, there are n^2 possible combinations).

(4) GCA (General Combining Ability) of an individual is the average of the values of its crosses with all other individuals (it defines the average behaviour of a tree).

(5) SCA (Specific Combining Ability) between 2 individuals is the deviation of the value of their cross from the value calculated from their GCA (defines the particular behaviour of a cross).

Note also a positive correlation ($r = 0.852^*$) between general ability (\hat{g}) and value in selfing of the parents (variance analysis done on the 8-parent diallel, less the reciprocal crosses, although not justified given the maternal effects previously shown, gives the same results for GCA and SCA).

DISCUSSION

NATURE OF HEREDITY OF TOLERANCE

We have calculated the estimates of variances of the effects in a random model after having eliminated the selfings of the diallel table, in order to avoid introducing bias in the sampling of crosses representing the *E. guineensis* population [2].

It is then found that the variance of GCA (s^2_g) represents 67 p. 100 of total variance.

This indicates that most of the total variability is due to genes with additive effects. In Table II, the absence of general effect due to selfing, considered by Hayman [6] as an indication of the average effect of dominance, confirms this result. The importance of addition is again reinforced by the link between the parents' GCA and their value in selfing. Again, this suggests that the genes in question are randomly distributed in the parents and/or that there is no epistasis [4] (the first hypothesis is more likely due to the specific effect of selfing).

The preponderance of additive factors in heredity of tolerance to Wilt, was already foreshadowed in an experiment where the value of 9 types of crosses between progenies by selfing or by crosses between four parents was compared. The resistance indices observed in the tests did not differ statistically from the values calculated from parents on a strictly additive model (Table IV).

Our analysis also pointed up evidence of relatively small maternal effects ($s^2_m = 12$ p. 100 of total variance) but significant for at least two parents, L9T and L431T which transmit their tolerance or sensitivity to a greater extent when used as females (Table V).

It is hard to explain this. A residual effect of the seed at a young age seems unlikely as the maternal effects are more marked in the second group, inoculated 2 weeks later. A certain cytoplasmic heredity may intervene here.

Whatever the case may be, this phenomenon should be allowed for in the tests, as it explains, in particular, why a correlation was found between the female indices of the trial and the routine test indices. It happened, in effect, that the parents were mainly used as females in crosses on test. It would also be important to know whether this effect persists into adulthood.

Lastly, the specific significant effects of selfing suggest that there is a certain epistasis, which is not statistically incompatible with high GCA. In this trial, the trees performed as though there were both resistance and sensitivity genes, in fairly high numbers, some individuals having a varying proportion of genes of one or the other category in a recessive state.

The importance of these effects remains limited, as it does not prevent the correlation GCA-value in selfing. But this value should be used with caution during the first breeding cycle, while becoming more dependable in the succeeding cycles [4]. Furthermore, this general phenomenon seems to prove true for other characters in the oil palm.

APPLICATION

The heredity of tolerance to Wilt, essentially additive in mode, means that major progress by phenotypical selection can be foreseen; the test value of selfing could then constitute a good criterion for selecting the parents most apt to transmit their own resistance.

We should not forget however, that the main aim of improving the oil palm is to increase the oil yield/ha. Improving resistance to Wilt should thus be the subject of a complementary programme which does not contradict the preceding aim.

The main improvement plan adopted by the I. R. H. O. [9]

led to retaining the most productive hybrids during the first cycle. These hybrids are reproduced for seed production from selfings of the parents of these hybrids or combinations between the parents. These considerations indicate how well founded is the selection method elaborated by the I. R. H. O., as a result of the tests and trials. The diallel analysis here confirms and details our previous observations; our improvement plan for resistance to Wilt can be summarised as follows:

- test by inoculation the parental hybrids retained, using the dura parent as female, in order to evaluate the degree of the seeds' resistance, reproducing these hybrids in order to define those which will produce seeds tolerant to Wilt;

- inoculate the $D \times D$, D Self, $T \times T$, $T \times P$, or T Self lines used to reproduce the hybrid retained in order to make a choice of parents for the production of tolerant seeds. The most efficient selection would then be to inoculate a large number of plants in the prenurseries, and to plant for use as seed trees only those resistant to the disease.

It should be noted here that resistance to Wilt is a threshold character, i.e. that although it is quantitative, it is expressed phenotypically for an individual in only two classes: affected by Wilt, or not. For one cross however, a quantitative aspect is given to the character in the form of the percentage of individuals belonging to a class called: incidence of the character.

In this case, it is known that efficiency of the selection is highest when the proportion of individuals selected is equal to the incidence [3]. Now, incidence can be modified, for example, by increasing the inoculation pressure or by acting on the environmental factors: fertilizer, substrate... The greatest improvement would be obtained by seeking the maximum incidence compatible with the minimum of individuals to be retained.

Note that these inoculations give an opportunity to specify the parents' abilities;

- self the trees included in the first cycle and test the selfs again by inoculation. Those giving the most resistant progenies are retained for seed production and the ones which follow are planted for the next cycle.

There is a difficulty with *Psifera*, which cannot be judged by their selfing. Consequently, an attempt should be made to find out their GCA by testing their crosses with one or more groups of reference dura (known for their GCA and their maternal effect) or else recourse should be had to full sib or half-sib crosses.

There is another obstacle of a more general order to the carrying out of the programme. It would be unthinkable to introduce Wilt into a healthy plantation on purpose, and handle it there. A zone already infested must thus be available, and if possible, there should be a research centre specifically concerned with phytopathological problems in the area. This is the case for the Robert-Michaux Experimental Plantation which is now improving material from the second cycle of recurrent reciprocal selection according to the principles exposed above.

CONCLUSION

The creation of material tolerant to Wilt has advanced greatly in the last decade. The development of efficient inoculation tests has enabled the most resistant crosses to be found, as proven by many trials and field performances. These tests have also provided knowledge of the value of certain parents. This knowledge was all the more precise in that the parent had been tested in many crosses.

The study of heredity of resistance to Wilt shows that these results are logical. The preponderant role of the additive phenomenon in the transmission of tolerances guarantees great improvement by phenotypical selection. The value on test of selfing can constitute a good criterion, at least from the second breeding cycle onwards. The reduction of the number of combinations to be tested also makes it possible to concentrate part of the effort on increasing the precision of our judgement of parents and lines which interest us.